

網膜における情報処理機構に関する研究-水平細胞の応答特性の定量的解析-

著者	袋谷 賢吉
号	510
発行年	1980
URL	http://hdl.handle.net/10097/11459

氏 名	ふくろ 袋 谷 賢 吉
授 与 学 位	工 学 博 士
学 位 授 与 年 月 日	昭 和 55 年 10 月 1 日
学 位 授 与 の 根 拠 法 規	学 位 規 則 第 5 条 第 2 項
最 終 学 歴	昭 和 46 年 3 月 富山大学工学部電気工学科卒業
学 位 論 文 題 目	網膜における情報処理機構に関する研究 — 水平細胞の応答特性の定量的解析 —
論 文 審 査 委 員	東北大学教授 木村 正行 東北大学教授 佐藤利三郎 東北大学教授 松尾 正之 東北大学教授 竹田 宏 東北大学教授 中浜 博

論 文 内 容 要 旨

生体の神経系の情報処理機能が優れていることは良く知られている。特に、ヒトをはじめ、外界からの情報を主に視覚により得ている脊椎動物の視覚神経系は、極めて発達しており、そこでは高度な情報処理が行なわれている。

脊椎動物の視覚神経系は、複雑な神経回路網がさらに縦に接続した多層構造をなしている。網膜は視覚神経系の最も入口の部分である。網膜には視細胞、水平細胞、双極細胞、アマクリン細胞および神経節細胞の5種類の神経細胞があり、それらの細胞は2層の神経回路網を形成している。すなわち、視細胞と水平細胞の神経回路網およびアマクリン細胞と神経節細胞の神経回路網である。双極細胞は、これら2つの神経回路網をつなぐ働きをしている。網膜に達した光は、視細胞の電位変化を引き起こす。この視細胞の応答電位が以下の神経細胞に伝えられると共に、2層の神経回路網において基本的な情報処理も行なわれている。すなわち、網膜は単なる光受容器官ではなく、視覚情報の前処理器官でもある。

網膜を含めて、視覚神経系における情報処理機構を解明することは、生理学上の問題にとどまらず、情報工学においてもパターン認識や人工知能などに関連した重要な問題となってきた。このような状況から、視覚神経系における情報処理機構のモデルもいくつか提案されているものの、それらは生理学的事実に反したり、多くの大胆な仮定を用いており、実験結果に基づいた研

究はほとんどないのが現状である。

本研究は、生理学的実験を行ない、その実験結果を定量的に解析することにより、網膜の視細胞と水平細胞の神経回路網における情報処理機構を解明することを目的としている。

網膜内の神経細胞の機能に関しては、従来、視覚生理学において研究されてきた。過去15年間の視覚生理学の急速な進歩により、現在では、網膜内の神経細胞の応答特性は定性的にはかなり明らかにされている。しかし、このような生理学的研究成果も、情報処理機構の解明という立場からは充分ではない。網膜の優れた情報処理機能は、個々の神経細胞が優れた機能を持つためではなく、多くの神経細胞の有機的な結合により生ずるものと考えられる。従って、網膜における情報処理機構の解明には、従来の生理学のように個々の神経細胞の応答特性の研究よりは、神経細胞間の相互作用について詳しく研究する必要がある。

網膜には、例えばヒトの場合には数千億、コイの場合には数百億以上の神経細胞があり、それらが複雑な神経回路を作っている。従って、神経細胞間の相互作用の研究に当っては個々の神経細胞にとらわれず、対象をマクロ的に把握する必要がある。すなわち、システム工学的手法がこのような研究には有効であると思われる。以上のような観点から、本研究では、視細胞と水平細胞の神経回路網をシステムとみなし、光入力に対する水平細胞の応答電位を定量的に解析することにより、視細胞と水平細胞の間の相互作用を明らかにし、その結果から、この神経回路網における情報処理機構を考察するという方法をとった。

実験動物として、ヒトと同じ種類の視細胞をもつコイを用いた。コイの視細胞には杆体と錐体があり、それぞれ暗所視と明所視に参与している。錐体にはさらに赤、緑、青に最大感度を示す3種類があり、それぞれ赤錐体、緑錐体、青錐体と呼ばれる。一方、水平細胞には scotopic L 型、photopic L 型、R/G 型、Y/RB 型の4種のものがある。

各型の視細胞と水平細胞の間の相互作用はかなり複雑であり、しかも、入力光の強度に対して水平細胞の応答電位は一般に非線形となり、解析が難しい。しかし、本研究において、Wiener の非線形システム理論を視細胞と水平細胞の神経回路網に適用した結果、入力光の微小変動に対して水平細胞の応答電位は線形とみなすことができた。そこで、第2章では、入力光の微小変動に対する水平細胞応答の時空間特性について線形解析を行ない、視細胞と水平細胞の間の基本的な相互作用を明らかにした。この結果に基づいて、第3章では、水平細胞の分光応答特性および刺激—応答特性について非線形解析を行ない、各型の視細胞と水平細胞の間の相互作用を詳細に明らかにした。第2章および第3章で得られた結果を以下に要約する。これらの結果は本研究により初めて明らかになった事である。

- 1) 入力光の微小変動に対して、photopic L 型および R/G 型水平細胞の応答電位は線形とみなすことができ、その動特性は4次または5次の伝達関数で近似できた。さらに、光の照射面積の増大につれて、応答電位の電力スペクトルにおけるカットオフ周波数は、数 Hz から約 10 Hz までしだいに高くなった。又、大きな照射面積に対しては 6 Hz 付近に共振現象のみられることを明らかにした。
- 2) 以上の実験結果ならびに他の生理学的事実に基づいて、photopic L 型および R/G 型水平

細胞応答の時空間モデルを作り解析を行なった。その結果、photopic L型およびR/G型水平細胞はそれぞれ赤錐体と緑錐体から同じ極性の入力を受け、一方、photopic L型水平細胞は赤錐体と緑錐体に極性反転を伴った信号を送っているものと結論した。

- 3) Y/R B型水平細胞の応答の空間特性を測定し、モデルにより解析した結果、Y/R B型水平細胞は青錐体から直接同じ極性の入力を受ける一方、R/G型水平細胞から青錐体を經由して、極性の反転した入力を受けているものと結論した。
- 4) scotopic L型水平細胞の刺激-応答特性の傾きは光の波長に依存せず、分光感度特性は杆体に含まれる視物質の分光吸収特性と相対的に良く一致した。以上の結果から、scotopic L型水平細胞は杆体のみから入力を受けているものと結論した。
- 5) photopic L型水平細胞の刺激-応答特性の傾きは波長依存性を示した。又、単色背景光により各型の錐体から photopic L型水平細胞への入力を選択的に抑制すると、分光応答特性が変化した。以上の結果から、photopic L型水平細胞は赤錐体の他に緑錐体および青錐体からも同じ極性の入力を受けていることが示された。同様の実験により、R/G型水平細胞は緑錐体の他に青錐体からも同じ極性の入力を受けていることが明らかになった。
- 6) 各型の水平細胞の刺激-応答特性を比較検討した結果、Y/R B型水平細胞はR/G型水平細胞の他に photopic L型水平細胞からも極性の反転した入力を受けるものと結論した。

以上の結果から、視細胞と水平細胞の間の相互作用を図示すれば図1のようになる。ここで、R、G、Bはそれぞれ赤錐体、緑錐体および青錐体を表し、Rodは杆体である。又、矢印は作用の及ぶ方向、矢印の近くの+、-記号はそれぞれ極性の非反転および反転を示している。

- 7) 水平細胞への各型の錐体入力間の相互作用について調べた結果、光が弱いときには、各型の錐体入力は水平細胞において線形に加算されるのに対して、光が強くなると、この線形加算が成り立たないことが示された。特に、R/G型水平細胞への過分極性入力は脱分極性入力を抑制すること、同様に、Y/R B型水平細胞においても、青錐体からの過分極性入力は脱分極性入力を抑制することが明らかになった。

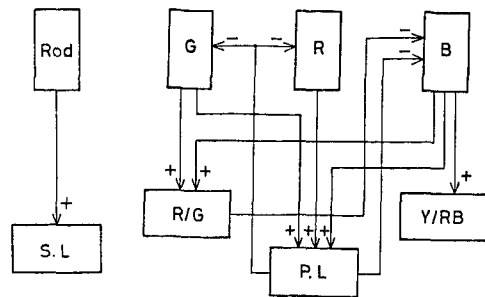


図1 コイの網膜における視細胞と水平細胞の間の相互作用

- 8) 光が弱く、各型の錐体入力が水平細胞において線形に加算される場合について、各型の錐体と水平細胞との結合の強さを定量的に求めた。得られた結果はStellらが細胞形態学的に求めた結果と良く一致した。
- 9) 図1において、各型の錐体自体の過分極応答の大きさに比例して水平細胞から錐体への入力が抑制されるものと仮定して、R/G型水平細胞の刺激-応答特性のモデルを作った。モデルの応答とR/G型水平細胞についての実験結果とは良く一致した。このことから、用いた仮定

の正当性が示唆された。

以上の結果に基づいて、第4章では、視細胞と水平細胞の神経回路網における情報処理に関して考察し、以下の事が明らかになった。

- 1) 明るさ情報処理に関しては、コイの場合、杆体系と錐体系とは神経経路が異なっており、機能的にも分化してそれぞれ暗所視と明所視に対応している。両者の動作域を合せると、 10^9 倍以上の光強度の変化に应答することができる。一方、日常的な明暗の微小変化に対しては、錐体と水平細胞の神経回路網はローパスフィルタとみなすことができ、定量的には4次または5次の伝達関数で近似される。さらに、このような動特性は光の照射面積の増大に従い周波数特性が改善され、水平細胞の応答が早くなる。このような特性を生ずる神経機構として、水平細胞から錐体への負帰還作用が関与している。
- 2) 色覚情報処理に関して、錐体に生じた赤、緑、青の3色の情報は、図1に示した錐体と水平細胞の間の相互作用により、photopic L型、R/G型およびY/R B型水平細胞の分光応答に変換されるものと考えられる。しかも、これらの水平細胞の分光応答特性は互いにほぼ直交する。すなわち、図1の相互作用はまた、錐体に生じた3色情報の直交座標軸上への変換機構とみなすことができる。中枢神経系においても、水平細胞と類似の分光応答特性を示す神経細胞が多くみられることから、このような変換は色覚情報処理の上でひじょうに重要な意味を持つものと考えられる。
- 3) 図形情報処理に関する水平細胞の機能はローパス空間フィルタとみなすことができ、濃淡図形の明度の平均化を行なっている。その神経機構は既に知られているように、同じ型の水平細胞同志の電氣的結合による。さらに、このような水平細胞の空間特性は双極細胞に伝えられて周辺受容野を構成し、その結果、双極細胞はバンドパス空間フィルタとしての機能を生じ、図形の輪郭強調作用を示すものと考えられた。

審 査 結 果 の 要 旨

生体視覚系の情報処理機構を解明する問題は、生理学・心理学・工学にわたる重要な学際的研究課題の一つである。近年、システム論的手法や高度の計算技術を駆使して、視覚系における種々の細胞の機能や細胞間の成相互作用を定量的に解明しようとする研究分野が開拓されつつある。

著者は、このような研究が始められた初期の頃から、非線形システム理論などを適用して、ヒトと同じ種類の視細胞を持つコイの網膜の視細胞と水平細胞からなる神経回路網の情報処理機構について研究してきた。本論文はその成果をまとめたもので、全編5章よりなる。

第1章は序論である。第2章では、まず微小振巾の白色ガウス雑音で変調された光刺激を視細胞に与えたときの種々の水平細胞の応答特性を非線形システム理論を用いて詳細に解析し、微小振巾の刺激光に対する応答はほぼ線形で近似できること、L型およびR/G型水平細胞から視細胞への負帰還が存在し得ることなどを示している。ついで、それらの結果と生理学的に知られている事実に基づいて、視細胞とL型水平細胞および視細胞とR/G型水平細胞からなるそれぞれの神経回路網を線形とみなした場合の数学的モデルを構成し、負帰還を導入することによりその応答が実験結果とよく一致することを確かめている。これは形態学から予想されていた負帰還の存在を応答特性という機能的側面から裏付けたもので、本研究の重要な成果である。

第3章では、水平細胞の分光応答特性および刺激-応答特性を詳細に解析し、その結果と赤錐体、緑錐体、青錐体と呼ばれる各視細胞の間の分光応答特性の違いに基づいて、これらの視細胞と各種の水平細胞との間の結合関係および相互作用を解明している。本章の結果は、色覚情報処理機構を考察する場合の基礎となる有用な知見である。

第4章では、前章までの解析結果を基にして、明るさの情報処理における水平細胞の役割、および色覚情報処理における視細胞と水平細胞との結合関係と相互作用の果す機能などについて興味ある解釈を示すとともに、本研究で得られた種々の成果を生理学や心理学の分野で知られている事実と関連づけながら説明している。

第5章は結論である。

以上要するに、本論文は非線形システム理論を適用して、視細胞と水平細胞からなる神経回路網の応答特性および細胞間の相互作用などを詳細に解明し、網膜における情報処理機構に関して有用な知見を加えたもので、生体工学および情報工学の発展に寄与するところが少なくない。

よって、本論文は工学博士の学位論文として合格と認める。